fect on stability, studied by a simulation model. – J. Anim. Ecol. 47:159–171.

Nicholson, A. J. & Bailey, V. A. 1935. The balance of animal populations. Part 1. – Proc. Zool. Soc. London :551–98.

Taylor, L. R., Woiwod, I. P. & Perry, J. N. 1979. The negative binomial as a dynamic ecological model for aggregation, and the density dependence of k. – J. Anim. Ecol. 48:289–304.

Kuldetoleranse hos alpine og arktiske collemboler

LAURITZ SØMME

Sømme, L.: Kuldetoleranse hos alpine og arktiske collemboler. [Cold-hardiness in alpine and arctic Collembola.] – Ent. Tidskr. 100:149–151. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Collembola are found at higher altitudes and closer to the poles than any other insects. As has lately been demonstrated, alpine species, as well as species from the Arctic and the Antarctic, apparently depend on supercooling to survive temperatures below the freezing point of their haemolymph, while so far no freezing resistant species have been discovered. A review is presented regarding supercooling in species of Collembola from Norwegian mountains, Swiss and Austrian Alps, Alaskan tundra, Mt. Kenya and the Maritime Antarctic. Where sufficient data are available it appears that at least part of the population have lower supercooling points than the lowest known temperature of their habitat.

In *Tetracanthella wahlgreni* from Hardangervidda, Norway, the ability to supercool is greatly reduced by the presence of food residues in the gut. Increased cold-hardiness is achieved when the gut is emptied in the autumn, and further when glycerol is accumulated in the haemolymph at temperatures below 0°. Similar mechanisms are expected to occur in other species from habitats with extreme temperature conditions, and further investigations would be of interest.

L. Sømme, Zoological Institute, University of Oslo, P.O. Box 1050, Blindern, Oslo 3, Norway.

For insekter og andre terrestre arthropoder fins to muligheter til å overleve lave temperaturer (Salt 1961, Asahina 1969). Frysetolerante arter er i stand til å tåle isdannelse i kroppens vev, selv om mengden av is som tolereres, og den tid de kan leve i frossen tilstand, varierer betraktelig innen og mellom arter. Andre arter er frysefølsomme, dvs. at de tåler liten eller ingen frysing, og iallfall ikke ved temperaturer som de normalt vil bli utsatt for i sine naturlige omgivelser. For å overleve temperaturer under kroppsvæskens frysepunkt, er slike arter avhengige av sin evne til å underkjøles.

Betydningen av underkjøling hos overvintrende insekter har blitt undersøkt hos en rekke arter fra forskjellige ordner. I den senere tid er det vist at forskjellige arter av collemboler fra alpine, arktiske og antarktiske biotoper er frysefølsomme, mens frysetolerante arter hittil ikke er påvist.

Gjennomsnitlige underkjølingspunkt hos collemboler fra forskjellige lokaliteter er gjengitt i Tab. 1. Arter fra de østerriske Alper (Sømme 1979) og fra norske høyfjell (Sømme & Conradi-Larsen 1977) lever på avblåste, snefrie fjellrabber, hvor de utsettes for meget lave temperaturer om vinteren. *Tetracanthella wahlgreni* har høye underkjølingspunkt om sommeren, og de laveste gjennomsnittsverdier om vinteren med enkelte individer helt ned til –39°. Både i de østerriske Alper og i norske høyfjell vil en del av populasjonen alltid overleve de mest ekstreme vinterforhold, siden mange individer har underkjølingspunkt som ligger lavere enn de lavest målte vintertemperaturer (Sømme 1979). Arter som ble samlet i sveitsiske Alper, og holdt ved –5° og 0° i laboratoriet, hadde også lave gjennomsnitlige underkjølingspunkt, og enkelte individer kunne underkjøles til under –40° (Block & Zettel under trykning). Hos fem arter av collemboler (som

Tab. 1. Gjennomsnitlig underkjølingspunkt (mean s.c.p.) hos collemboler fra forskjellige lokaliteter.
Mean supercooling point in different species of Collembola from various localities.

Species	Location	Time of the year	Mean s.c.p. °C	Reference
Tetracanthella wahlgreni	Finse, Norway	July	−7	Sømme &
		Sept.	−16	Conradi-Larsen (1977)
		Febr.	−32	
Tetracanthella afurcata	Austrian Alps	Jan.	−29	Sømme (1979)
		March	−23	
Xenylla acauda	Austrian Alps	Jan.	−28	Sømme (1979)
Isotoma-sp.	Austrian Alps	Jan.	−25	Sømme (1979)
Isotoma hiemalis (juv.)	Swiss Alps	Cultured at −5°	−24	Block & Zettel (in press)
Isotomurus alticola	Swiss Alps	Cultured at 0°	−20	Block & Zettel (in press)
I. schaefferi	Swiss Alps	Cultured at 0°	−22	Block & Zettel (in press)
Vertagopus montanus	Swiss Alps	Cultured at 0°	−23	Block & Zettel (in press)
Hypogastrura sahlbergi	Swiss Alps	Cultured at 0°	−24	Block & Zettel (in press)
Isotomidae indet.	Fairbanks, Alaska	Oct./Nov.	−17	Block (1979)
Poduridae indet.	Fairbanks, Alaska	Oct./Nov.	−23	Block (1979)
"*Entomobrya*"-sp.	Mt. Kenya	Sept.	−18	Sømme (unpubl.)
"*Seira*"-sp.	Mt. Kenya	Sept.	−22	Sømme (unpubl.)
Cryptopygus antarcticus	S. Orkney I.	Cultured at 0°	−21	Block et al. (1978)
Cryptopygus antarcticus	Bouvetøya	Cultured at 0°	−27	Sømme (1978)

ikke er tatt med i Tab. 1) samlet fra tundra i Alaska i slutten av juni, overlevet bare noen få prosent av eksemplarene 18 timer ved −15° (Tanno 1975), mens 100 prosent dødelighet ble registrert hos fem andre arter etter denne behandling. De få eksemplarene som overlevet var underkjølt, men som hos *T. wahlgreni* er evnen til å underkjøles hos disse artene antagelig minst om sommeren. Meget lavere underkjølingspunkt ville antagelig bli funnet om vinteren. To arter fra taiga i Alaska (Block 1979), som ble samlet om høsten hadde lavere underkjølingspunkt (Tab. 1).

Lave underkjølingspunkt ble også registrert hos to ikke identifiserte arter av fam. Entomobryidae fra Mt. Kenya, rett under ekvator. I en høyde av 4000 til 5000 m.o.h. faller natt-temperaturen flere grader under frysepunktet året rundt. En av disse artene ("*Entomobrya*"-sp.) lever i et tett lag av visne blad som dekker stammen av den store *Senecio keniodendron*. Denne arten har lavere underkjølingspunkt enn ventet, siden temperaturen i dens beskyttede biotop sjelden synker under 0°. Den andre arten ("*Seira*"-sp.), som ble samlet i gresstuer i en høyde av 4500 m.o.h. blir antagelig utsatt for betydelig lavere temperaturer, men minimumstemperaturen for denne biotop er ikke kjent.

Årsvariasjoner i evnen til å underkjøles hos *T. wahlgreni* blir regulert på to måter. Individer med rester av mat i tarmkanalen har som regel høye underkjølingspunkt, mens individer med tom tarm har meget lavere verdier. Kuldetoleranse hos denne arten økes betraktelig når den holder opp å spise, og tømmer tarmen om høsten. Ved temperaturer under 0° akkumuleres glycerol i kroppsvæsken, og dette resulterer i en ytterligere senking av underkjølingspunktet. Akkumulering av glycerol eller andre kryoprotektive stoffer har ikke blitt påvist hos andre arter av collemboler, men flere undersøkelser må utføres.

Underkjøling har også blitt undersøkt hos *Cryptopygus antarcticus* fra S. Orkney øyene og fra Bouvetøya i det maritime Antarktis (Block et al. 1978, Sømme 1978). Eksemplarer som var blitt sultet i laboratoriet hadde underkjølingspunkt under −30°, og dette er en lavere temperatur enn de laveste vintertemperturer som er målt i artens biotoper på S. Orkney øyene (Block et al. 1978).

Collemboler fins høyere til fjells og nærmere mot polene enn noen andre insekter. Videre undersøkelser av deres kuldetoleranse vil være av

interesse for å forstå hvordan de kan overleve noen av de mest ekstreme vintertemperaturer på jorden. Blant de spørsmål som reiser seg er hvordan inokulativ frysing ved kontakt med is i deres mikrohabitater kan unngås. Et annet problem er hvordan noen arter kan spise om dagen og underkjøles til lave temperturer om natten. Denne situasjonen gjelder ikke bare i fjellene nær ekvator, men også til visse årstider i Arktis og Antarktis. Kanskje er det på en eller annen måte mulig å unngå mat eller fremmede elementer som kan forårsake frysing i tarmkanalen. Uten slike nukleasjonskim kan collembolene selv betraktes som en væskefylt beholder, hvor betingelsene for underkjøling er usedvanlig gunstige.

Litteratur

Asahina, E. 1969. Frost resistance in insects. – Adv. Insect Physiol. 6:1–49.

Block, W. 1979. Cold tolerance of micro-arthropods from Alaskan taiga. – Ecol. Entomol. 4:103–110.

Block, W., Young, S., Conradi-Larsen, E.-M. & Sømme, L. 1978. Cold tolerance of two terrestrial Antarctic arthropods. – Experientia 34:1166–1167.

Block, W. & Zettel, J. Cold hardiness of some Alpine Collembola. – Ecol. Entomol. (in press).

Salt, R. W. 1961. Principles of insect cold-hardiness. – Ann. Rev. Entomol. 6:55–74.

Sømme, L. 1978. Cold-hardiness of Cryptopygus antarcticus (Collembola) from Bouvetøya. – Oikos 31:94–97.

– 1979. Overwintering ecology of alpine Collembola and oribatid mites from the Austrian Alps. – Ecol. Entomol. 4:175–180.

Sømme, L. & Conradi-Larsen, E.-M. 1977. Cold-hardiness of collembolans and oribatid mites from windswept mountain ridges. – Oikos 29:118–126.

Tanno, K. 1975. Supercooling in Arctic Collembola in early summer. – Low Temp. Science, Ser. B, 33:39–43.

Interspesifikke forhold innen slekten Bembidion

JOHAN ANDERSEN

Andersen, J.: Interspesifikke forhold innen slekten Bembidion. [Interspecific relations within the genus Bembidion (Col., Carabidae).] – Ent. Tidskr. 100:151–155. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

In Northern Norway 8 lithophilous species of *Bembidion* occur on river banks and lake shores. In their choice of microhabitat most of the species are fairly well separated. The species *B. virens* Gyll. and *B. saxatile* Gyll., however, show a rather high degree of habitat overlap. At the lake Rostavatn the two species have almost replaced each other from the years 1974–1979. Parts of Nordland county harbour no lithophilous species at streams and lakes. In these areas the eurytopic species *B. bipunctatum* L. and *B. bruxellense* Wesm. are very abundant on gravelly and stony shores, whereas they are scanty or lacking at such habitats in Troms and Finnmark where the lithophilous species are numerous quantitatively and qualitatively. At a river bank in Troms county *B. bipunctatum* and *B. hasti* Sahlb. have no overlap in habitat choice in spring and summer. In autumn and winter, however, they partly occur together in the same habitat. The results may indicate that interspecific competition exists within the genus *Bembidion* but only further experimental investigations can prove whether this is the case.

J. Andersen, Institutt for biologi og geologi, Universitetet i Tromsø, N-9000 Tromsø, Norge.

Bembidion er fremhevet som en slekt med et stort antall co-eksisterende arter og uten intragenerisk isolasjon (Thiele 1977, Lindroth 1949). Ifølge Thiele (1977) er en konkurranseeffekt mellom nærstående carabide-arter generelt mulig, men lite sansynlig. Ifølge denne forfatteren vil det i høyden kunne lede til en reduksjon i antallet av den konkurransesvakeste arten, men ikke til en fullstendig utelukkelse av den fra et habitat. Holdbarheten av disse oppfatningene skal i det